

トピックス

外来ゲンバイムシの最新ケミカル・エコロジー

バイオ環境学部バイオサイエンス学科准教授 清水 伸 泰

1. プラタナスゲンバイとは

私がバイオ環境学部に赴任したのは今から11年前で、亀岡という見知らぬ土地でどのように新しい研究を展開するかが、大きな期待でもあり悩みのタネでもあった。大学院生時代はダニ目無気門亜目ダニ（コナダニ）のフェロモンの探索や合成研究をしていたので、それらの研究は継続するとして、その以外に新しい研究テーマを探し求めている。そんな折、同研究室の桑原保正教授（元京都学園大学教授）は京都府病害虫防除所（現京都府農林水産技術センター・農林センター）からある害虫の技術相談を受けた。それはプラタナスゲンバイという体長5 mmほどのほとんど飛ぶことのない昆虫の駆除に関するもので、薄っぺらい体をしている上に動きも緩慢なため、一見すると無害なただの小さな虫という印象であった。ゲンバイムシはその羽の形が相撲行司のもつ軍配に似ていることからその名が付いたが、ゲンバイムシの英名は「lace bug」で、羽はステンドグラスのように半透明でレース状の特徴的な外見をしている。顕微鏡下で拡大して見るときれいな模様をしているのが分かる。

プラタナスゲンバイ *Corythucha ciliata* (Say)（カメムシ目：ゲンバイムシ科）は北米原産の外来種で¹⁾、ヨーロッパ²⁴⁾、チリ⁵⁾、韓国⁶⁾で発生が報告されている。日本では

2001年に愛知県名古屋市で初めて確認されたのを皮切りに⁷⁾、2012年の時点で北は福島県、南は福岡県の1都2府14県で発生が確認された⁸⁾。京都府内では2006年に京都市、向日市および亀岡市で確認された後、2007年には京田辺市、福知山市および精華町で、2008～2009年には京丹波町と宮津市にまで被害が拡大していった。本種は街路樹として植栽されているプラタナス（スズカケノキ科スズカケノキ属の植物の総称）の葉を加害する¹⁾。成虫と幼虫が葉を吸汁することによりその部分の葉色が脱色して、加害が激しい場合は葉全体が白化してしまう。樹木全体への影響もあるようで、早期落葉¹⁾や枯死⁹⁾することもあるようだ。さらに、本種はプラタナスを委縮・枯死させる原因となる糸状菌 *Ceratocystis fimbriata* および *Apiognomonina* (= *Gnomonia*) *veneta* を媒介すると言われている¹⁰⁾。成虫はプラタナスに隣接する住宅に侵入して洗濯物や布団に付着することがあるので不快害虫でもある¹¹⁾。街路樹は人通りの多い場所に植栽されているので、軽率に殺虫剤を散布しようものなら大きな問題に発展しかねない。

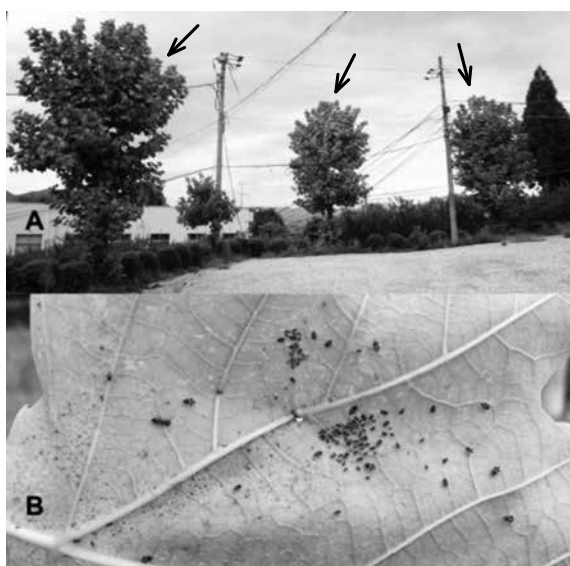
その対策として京都府病害虫防除所の徳丸らは、殺虫剤であるアセフェートカプセルをプラタナスの樹幹に打ち込んだ防除法で一定の駆除効果を示した¹²⁾。また同所の上山は打ち込み剤に加えて樹幹注入剤（チアメト

キサム剤) による防除が有効であることを報告した⁸⁾。これらの方法の優れている点は殺虫成分が飛散する恐れがないことに加えて、プラタナスで発生するアメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* に対しても防除効果が認められる点にあった¹³⁾。しかし、街路樹に市販の農薬を使用することに対する住民の不安は少なからずあるようで、殺虫剤を極力使用しないような新たな防除法が望まれていた。

2. プラタナスグンバイのフェロモン研究

私は昆虫の作り出す有機分子に焦点を当て、それらが生態や生命現象とどう関わっているかを化学的に理解する研究、ケミカル・エコロジー（化学生態学）を展開している。そこでプラタナスグンバイの特徴的な行動にフェロモンが関与しているかを探索して、殺虫剤に頼らない防除法を模索することにした。まずは過去に行われたプラタナスグンバイを含むグンバイムシ全般の化学生態学およ

び天然物学的研究を調査した。意外なことにグンバイムシのフェロモン研究は少なく、活性物質まで特定されているのは外国産の1種のみであった。活性物質が不明のまま行動解析のみの報告を含めてもフェロモンに関するものは僅か2報であった^{14,15)}。このような研究背景のもと、プラタナスグンバイを対象とした研究をスタートさせた。幸いなことに大学構内にプラタナスが植栽されており（写真1 A）、ここでもプラタナスグンバイが猛威を振るっていたので、実験材料の調達には苦労せずに済んだ。プラタナスの葉は団扇ほどの大きさがあり、夏に向けて気温が上がる6月頃になると葉裏にびっしりとプラタナスグンバイが付いていた。成虫は前述のように羽がレース状で全体的に白っぽい色をしているが、若虫は黒いゴマ粒のような形で葉の葉脈に沿うように密集する性質がある（写真1 B）。カメムシやハムシの幼虫は孵化後に強い集合性を示し、その習性はグンバイムシにもはっきりと見られた。



【写真1】大学構内に植栽されているプラタナス（A）と葉裏で集団をつくるプラタナスグンバイの若虫（B）



【写真2】 プラタナスグンバイ若虫の揮発成分の分析を行った GC-MS

密集している集団の中心付近にいる若虫一頭を柄付き針で突き刺すと、体液が外に染み出した。その後、集団の行動を観察すると、死虫の近辺にいる若虫は徐々にざわつき始めて、その場から遠くに離れるように逃避した。しばらく時間が経過した後、もう一度観察してみると、死虫を中心にぽっかり穴が開いたように若虫がいなくなった。これは若虫の体液中に同種の個体を逃避させる物質、すなわち「警報フェロモン」が含まれていることを意味する。これは単純な実験ではあるが、警報フェロモンの存在を明らかにするには簡便で優れた方法である。試しにその虫体を潰した匂いを嗅いでみると、意外なことに僅かに柑橘系の爽やかな匂いがした。そこで虫体を有機溶媒のヘキサンに浸漬してこの匂いを抽出し、若虫の集団に近づけると顕著な忌避行動が観察できた。抽出液には確かに警報フェロモンが含まれていることが分かった

ので、ガスクロマトグラフ質量分析計（GC-MS）でその抽出液を分析した（写真2）。

GC-MSはGCで分離した成分の検出に質量分析計を用いることで、質量スペクトルから化合物の構造決定や定量が行える。揮発性が高く、極性の大きすぎない化合物の分析に有効で、昆虫フェロモンの分析に一般的に用いられる手法である。ヘキサン抽出物中には低沸点領域に特徴的な一成分と、高沸点領域にいくつかの成分が含まれていたため、どの成分が警報フェロモンであるかを特定する実験を行った。有機化合物の精製法の一つであるシリカゲルを充填剤としたカラムクロマトグラフィーで各成分に分画した。そうすると一つの画分に顕著な忌避活性が認められ、ゲラニオールが単一成分として含まれていた。虫を潰した時のあの爽やかな匂いのもと、すなわちゲラニオールが集団を崩壊させる警報

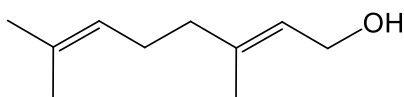


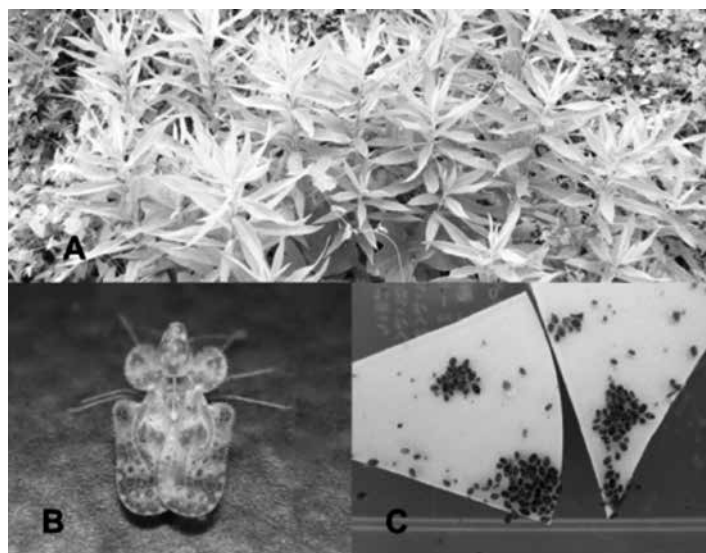
図1 若虫の警報フェロモンとして同定したゲラニオールの化学構造

フェロモンであった（図1）¹⁶⁾。

先行研究より、若虫は腹部背面の分泌腺（背板腺）から揮発性の高い警報フェロモンと揮発性の比較的低い防御物質を放出することが知られている¹⁴⁾。ゲラニオールは若虫特異的な成分であり、成虫になると分泌しなくなる。成虫はある程度分散して生息するので、この「逃げろ！」信号を出したところで、仲間を危機から救うのにはほとんど効果がないのであろう。ゲラニオールはレモンや柚子などの柑橘類や、レモングラスやバラなど植物の精油成分にも含まれる鎖状モノテルペンアルコールである。人間にとって悪い匂いではないので、プラタナスグンバイの駆除にゲラニオールを利用したいところではあるが、現在のところ良いアイデアは浮かんでいない。

2. アワダチソウグンバイの警報フェロモン

フェロモンに関する研究は、古くから害虫や社会性昆虫を中心に発展してきた。グンバイムシは世界中に分布し、日本にも数十種見つかっているが、それほど人間生活に被害を及ぼす昆虫ではないと判断されたのか、フェロモン研究は進展していない。前述のプラタナスグンバイの警報フェロモンは、グンバイムシ科のフェロモンとしてはまだ2例目である。まだまだ基礎的な知見を蓄積する必要があると考えたため、プラタナスグンバイと同属で同じく北米原産の外来種アワダチソウグンバイ *Corythucha marmorata* を次の研究対象とした。アワダチソウグンバイは2000年に兵庫県西宮市で初めて確認されて以降、セイタカアワダチソウのほかブタクサやヨモギなど繁殖力の高いキク科の雑草に寄生することでその分布範囲を拡大している（写真3A）。園芸作物である菊やヒマワリなどで大

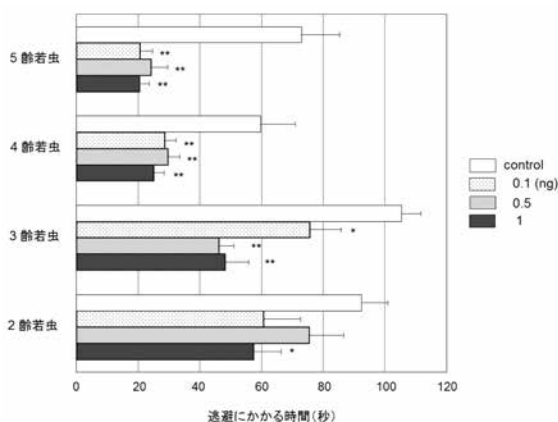


【写真3】 大学構内に自生していたセイタカアワダチソウ (A)、アワダチソウグンバイの成虫 (B) および紙上で集団を形成したアワダチソウグンバイの若虫 (C)

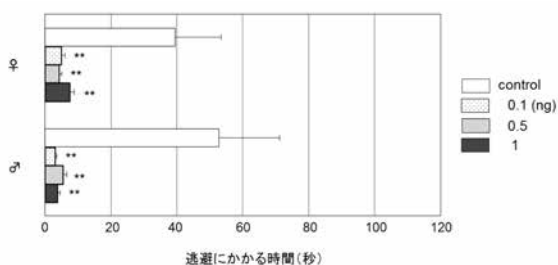
きな被害が出ているほか、サツマイモやナスでもその発生が確認されている。アワダチソウゲンバイの成虫は体長約 3 mm でプラタナスゲンバイよりも一回り小さく、大理石のような褐色斑をもつのが特徴である（写真 3B）。終齢の若虫は体長約 2 mm で、全身が褐色の紡錘形で多数の棘をもっている。若虫は集団を形成して、成虫は分散しているのはゲンバイムシ科に共通する生態である（写真 3C）。

若虫を柄付き針で潰してみると集団が崩壊したことから、警報フェロモンの存在が予測できた。何度かこの警報フェロモンの予備実

験をしていてプラタナスゲンバイの実験では見られなかった行動に気が付いた。それは若虫だけではなく成虫も一緒になって逃避行動を示したことである。試しに成虫を柄付き針で潰して同様の実験を行ったが、若虫も成虫も逃避行動は示さなかった。これらの知見をもとに警報フェロモンを探索したところ、若虫の分泌物中にゲラニオールを検出し、結果としてこれが活性成分であった¹⁷⁾。活性の評価法であるが、ゲラニオールの標品を虫一頭当たりのフェロモン量に合わせて希釈系列を作製し、1 cm 逃避する時間を計測することで活性の強さを調べた。2 齢若虫では 1 ng で、3～5 齢では 0.1 ng 以上で警報



【図 2】 ゲラニオールを用いた 2 齢から 5 齢までのアワダチソウゲンバイ若虫の警報フェロモン活性 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$) ($N = 10$)



【図 3】 ゲラニオールを用いたアワダチソウゲンバイ成虫の警報フェロモン活性 (** $P < 0.01$) ($N = 10$)

フェロモン活性を示した(図2)。成虫でも同様の試験を行ったところ、0.1 ng 以上で顕著な活性を示した(図3)。これらの結果を総合すると、成虫自身は警報フェロモンを放出しない代わりに、若虫が出した匂いを敏感に感知して逃避行動を起こすことが推察される。一方で、プラタナスグンバイの成虫は警報フェロモンに反応しないことから、活性物質は同じでもそれに対する成虫の行動には種特異性が見られた。

3. グンバイムシ科ではじめての 性フェロモンの発見

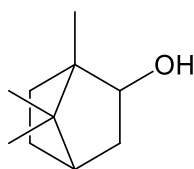
グンバイムシ科に近縁なカスミカメムシ科では、雌成虫の放出する匂いに対して雄成虫が引き寄せられる誘引性の性フェロモンが知られている^{18,20)}。グンバイムシは飛翔性・移動性が乏しく、かつ比較的高密度で生息している点でその生態は他科とは少し異なっている。これまでグンバイムシの性フェロモンは見つかっていないが、アワダチソウグンバイ雄の特徴的な配偶行動は実験室内でたびたび観察していた。そこで、この配偶行動を制御する世界初となるグンバイムシの性フェロモンの同定を目指した。

アワダチソウグンバイを野外から採集し、しばらく実験室内で飼育実験を行った。雄成虫は普段は葉上でじっと動かず落ち着いてい

るが、何らかの刺激(飼育容器を開ける時の振動、空気の流れなど)がきっかけとなって動きだし、雌を見つけると配偶行動が始まる。まず雄が雌の背中に乗りかかり、体を上下に何回か振動させた後、両者が腹部を突き合わせた姿勢で交尾が成立する。この一連の行動は雄同士でも見られ、交尾には至らないものの、マウントしたり、体を振動させたりする行動は見られた。どうも雄は他の個体と接触するまでは雌雄を識別できていないことが分かった。

雄のマウント行動は雌のヘキサン抽出物でも再現することができた。抽出液をそのままGC-MSで分析したところ、特徴的な化合物を検出し、そのマススペクトルから二環式モノテルペンのボルネオールと推定できた(図4)。面白いことにこの化合物は雌だけでなく、雄の抽物中にも含まれていた。

標品のGC保持時間とマススペクトルは天然物と完全に一致した。生物試験ではボルネオールを塗布した5 mm 四方のろ紙片を静止した雄成虫に提示し、背中に乗って体を振る行動をカウントした。その結果、特定の濃度に対して顕著な性フェロモン活性を示した。一方、雌に対しても同様の試験を行ったが、特別な行動は確認できなかった。ボルネオールは雄の配偶行動を活発化するが、他の昆虫で見られる異性のみがもつ性フェロモン



【図4】成虫の性フェロモンとして同定したボルネオールの化学構造

とは少し様子が違った。雄自身もボルネオールを分泌しているので、雄が異性を正確に識別できない理由は理解できたが、性フェロモンが両性に存在するには何か特別な生態学的な意味があるはずである。

ところでボルネオールには鏡像異性体が存在するので、アワダチソウゲンバイの分泌物中に含まれるボルネオールの絶対立体構造を決定する必要が生じた。通常、様々な分析に汎用している GC カラムでは鏡像異性体は分離できないが、キラルカラムではそれが可能である。キラルカラムで分析してみると鏡像異性体は完全分離しないものの、保持時間に差が見られたので虫体由来のボルネオールを (+)-体と決定できた。生物試験で (+)-体の性フェロモン活性はしっかりと確認できたが、念のために (-)-体でも試したところ、弱いながらも性フェロモン活性を示し

た (図 5)。よって雄はフェロモンの立体化学を厳密に見分けるメカニズムを持ち合わせていない可能性が示唆された。

次の興味は、食草の揮発成分を明らかにすることであった。テルペノイドは植物の精油の代表成分でもあるので、ボルネオールがセイタカアワダチソウの葉に含まれているかどうかを調べた。方法は植物の葉を水蒸気蒸留して精油成分を効率的に集め、GC-MS で分析した。ボルネオールは認められなかったものの、その酢酸エステルである酢酸ボルニルが検出された。この状況証拠から、成虫は葉を吸汁することによって酢酸ボルニルを体内に取り込んで、エステラーゼ (エステルの加水分解酵素) などが作用してボルネオールを合成していると仮説を立てた。これを検証する方法の一つは、GC キラルカラムで葉の成

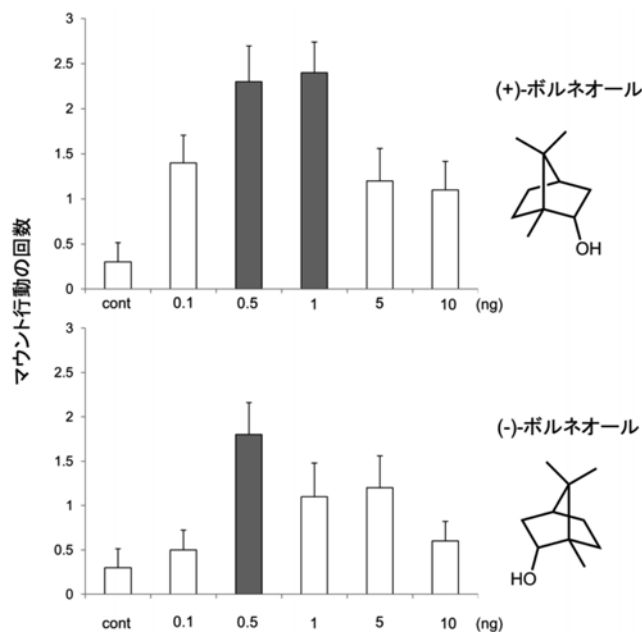


図5 アワダチソウゲンバイの性フェロモン (+)-ボルネオールとその鏡像異性体の性フェロモン活性 ($P < 0.05$) ($N = 10$)

分を分析することである。もし、葉成分が成虫由来のボルネオールと同じ立体配置をもっていれば、この仮説を強く支持するものとなる。ところが予想に反し、葉由来の酢酸ボルニルの立体配置は成虫のものと一致しなかった。アワダチソウゲンバイ成虫は手軽に手に入る葉の成分を利用してフェロモンを合成すれば良いものを、わざわざコストをかけて体内でゼロから合成しているようである。これまで昆虫を含む動物からはボルネオール合成酵素は見つかっていない。よって、ゲンバイムシの酵素の中には植物のものとは異なる産業上、有用な未知のモノテルペン合成酵素が含まれている可能性がある。農作物の害虫であるゲンバイムシが未開拓の新たな酵素遺伝子資源となりえるかもしれない。ともあれ、ゲンバイムシ科において性フェロモンが明らかになったのは本研究が初めてであり、これらの研究成果は2017年8月に国際ジャーナルに無事、掲載された²¹⁾。

4. おわりに

ゲンバイムシは私が本学に赴任するまでは聞いたこともない未知の昆虫であった。それが今では学会で発表し、学術論文にまとめられるほど成果を積み重ねつつある^{16, 17, 21)}。学術的価値を大切にしながらも、いつかゲンバイムシ研究を通して得た成果を社会に役立つよう活用したいと思っている。そのためには独創的な発想が出せるように、できるだけ多くのゲンバイムシに触れて、化学的な特長を知っておきたい。日本に侵入している外来種は、プラタナスゲンバイとアワダチソウゲンバイのほかにもう一種、ヘクソカズラゲンバイが知られている。幸いなことにこの3種は大学構内で容易に採取できるので、研究の対

象として理想的である。一方、在来種について今回は取り上げなかったが、大学構内およびその周辺ではナシゲンバイをはじめ、ツツジゲンバイ、トサカゲンバイ、シキミゲンバイ、ヒメゲンバイなどが採取可能である。これらの在来種は比較的、個体密度が低かったり、あるいは一年のうちで発生している期間が短かったりと、研究を充実させるためには実験材料の供給面で難しい問題がある。幸いにも徐々にではあるが在来種の化学生態学的な特徴を理解しつつあり、外来種とは異なる切り口で研究を展開する構想を練っているところである。

謝 辞

ゲンバイムシを研究するきっかけを作っていただいた桑原保正教授（元京都学園大学教授、京都大学名誉教授）とアワダチソウゲンバイの一連の研究に共に取り組んだ渡邊綺咲氏（京都学園大学大学院バイオ環境研究科修士課程修了）に感謝します。また、森田将史氏（京都学園大学バイオ環境学部卒業）には植物成分の分析やフェロモンの生物試験法に関して貴重な意見をいただきました。本研究の一部は、京都学園大学奨励研究の助成を受けて実施しました。

引用文献

- (1) Halbert, S. E. and J. R. Meeker (1998) The sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae). *Entomol. Circular Gainesville* 387 : 2.
- (2) d' Aguilar, R. Pralavorio, J. M. Rabasse and R. Mouton (1977) Introduction en France du tigre du platane: *Corythucha*

- ciliata* (Say) (Het. Tingidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 82 : 1-6.
- (3) Peicart, J. (1982) The hemiptera Tingidae: systematic position, morphology, biology and economic importance. *Bulletin de la Société Entomologique de France* 87 : 5-6.
- (4) Ōszi, B., M. Ladányi and L. Hufnagel (2005) Population dynamics of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) in Hungary. *Applied Ecology and Environmental Research* 4 : 135-150.
- (5) Prado, C. E. (1990) Presence in Chili of *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Heteroptera: Tingidae). *Revista Chilena de Entomología* 18 : 53-55.
- (6) Chug, Y. J., T. S. Kwong, W. H. Yeo, B. K. Byun and C. H. Park (1996) Occurrence of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata* (Say) (Hemiptera: Tingidae) in Korea. *Korean J. Appl. Entomol.* 35 : 137-139.
- (7) 時広五朗・田中健治・近藤 圭 (2003) 我が国におけるプラタナスグンバイ (新称) *Corythucha ciliata* (Say) (カメムシ目: グンバイムシ科) の発生. 植物研報 39 : 85-87.
- (8) 上山 博 (2012) 京都府におけるプラタナスグンバイの被害実態と生態および樹幹打ち込み (注入) 剤による防除の検討. 林業と薬剤 201 : 1-7.
- (9) Barnard, E. L. and W. N. Dixon (1983) Insects and diseases: Important problems of Florida's forest and shade tree resources. *Florida's Department of Agriculture and Consumer Services, Gainesville, FL. Bull. No. 196-A.* 120p.
- (10) Wulf, A. and H. Butin (1987) Diseases and pests of plane trees. *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes* 39 : 145-148.
- (11) 徳丸 晋・上山 博・栗田秀樹・中嶋智子 (2010) 京都府におけるプラタナスグンバイ (カメムシ目: グンバイムシ科) の地理的分布. 環動昆 21 : 165-171.
- (12) 徳丸 晋・上山 博・栗田秀樹 (2010) プラタナスグンバイの殺虫剤感受性とアセフェートカプセルによる防除効果. 環動昆 21 : 215-221.
- (13) 山下賢一・土居武弘・松村康弘・田中尚智 (2002) 街路樹プラタナスのアメリカシロヒトリに対するアセフェートカプセル剤の防除効果. 関西病虫研報 44 : 37-38.
- (14) Aldrich, J. R., J. W., Neal Jr, J. E., Oliver and W. R. Lusby (1991) Chemistry vis-à-vis maternalism in lace bugs (Heteroptera: Tingidae) : Alarm pheromones and exudate defense in *Corythucha* and *Gargaphia* species. *J. Chem. Ecol.* 17 : 2307-2322.
- (15) Kearns, R. S. and R. T. Yamamoto (1981) Maternal behavior and alarm response in the eggplant Lace Bug, *Gargaphia Solani* Heidemann (Tingidae: Heteroptera) . *Psyche* 88 : 215-230.
- (16) Kuwahara, Y., A. Kawai, N. Shimizu, S. Tokumaru and, H. Ueyama (2011) Geraniol, *E*-3,7-dimethyl-2,6-octadien-1-ol, as the alarm pheromone of the sycamore lace bug *Corythucha ciliata* (Say) . *J. Chem. Ecol.* 37 : 1211-1215.

- (17) Watanabe, K. and N. Shimizu (2015)
Alarm pheromone activity of nymph-specific geraniol in chrysanthemum lace bug *Corythucha marmorata* (Uhler) against adults and nymphs. *Natural Product Communications* 10 : 1495-1498.
- (18) Scales, A. L. (1968) Female tarnished plant bugs attract males. *J. Econ. Entomol.* 61 : 1466-1467.
- (19) McBrien, H. L. and J. G. Millar (1999)
Phytophagous bugs, In: Hardie, J., Minks, A. K. (Eds) *Pheromones of non-lepidopteran insects associated with agricultural plants* 277-304 (CABI Publishing) .
- (20) Yang, C. Y., S.-J. Kim, J. Kim, T.-J. Kang and S.-J. Ahn (2015) Sex pheromones and reproductive isolation in five mirid species. *PLoS One* 10 : e0127051.
- (21) Watanabe, K. and N. Shimizu (2017)
Identification of a sex pheromone of the chrysanthemum lace bug *Corythucha marmorata* (Hemiptera: Tingidae) . *Scientific Reports* 7 : 7302.